Revue suisse Zool.	Tome 98	Fasc. 1	p. 83-92	Genève, mars 1991

Systématique et taxonomie du genre *Rhymogona* (Diplopoda, Craspedosomatidae): *Rhymogona silvatica* (Rothenbühler, 1899) synonyme de *Rhymogona montivaga* (Verhoeff, 1894); résultats morphologiques et génétiques

par

A. PEDROLI-CHRISTEN * and A. SCHOLL **

Avec 4 figures et 2 tableaux

ABSTRACT

Systematics and Taxonomy of the genus *Rhymogona* (Diplopoda, Craspedosomatidae). — This contribution analyses the systematic relationships of *Rhymogona montivaga* (Verhoeff 1894) and *R. silvatica* (Rothenbühler 1899), the western species of the genus *Rhymogona* which are both described from the same area in the Swiss Alps.

R. montivaga has never been recorded since the original description. In contrast *R. silvatica* was shown to have a widespread distribution in Switzerland, and a clear separation from the parapatric *R. cervina* (Verhoeff 1910) was recently worked out both with respect to morphological differentiation of male and female genitalia, and genetic differentiation as revealed by enzyme electrophoretic studies.

* Musée d'Histoire naturelle, Terreaux 14, 2000 Neuchâtel, Suisse.

** Institut de Zoologie, Université de Berne, Baltzerstr. 3, 3012 Berne, Suisse.

We have now made extensive sampling efforts at the localities from where *R. montivaga* was first described. A comparision of this material with Verhoeff's description of *R. montivaga* and with *R. silvatica* did not indicate significant morphological differentiation, since *R. silvatica* has itself a certain variability in gonopod structures. Electrophoretically the *R. montivaga* populations were identical with *R. silvatica,* both with respect to the alleles observed and their frequencies. Based on this evidence we conclude that *R. silvatica* is a junior synonym of *R. montivaga.*

INTRODUCTION

Le genre *Rhymogona* comprenant 8 espèces d'aspect très semblable a déjà fait l'objet de précédentes études (PEDROLI-CHRISTEN 1990 et PEDROLI-CHRISTEN ET SCHOLL, 1990). Ces travaux décrivent la distribution générale du genre (nord des Alpes: de la Forêt Noire aux Vosges jusqu'en Savoie), ainsi que la distribution plus détaillée de *R. silvatica* (Roth.) et *R. cervina* (Verh.). La différenciation de ces deux espèces parapatriques sur la base de la morphologie génitale femelle ainsi que sur la base de la distribution géographique est confirmée par une étude génétique. En effet des variations allozymatiques sont mises en évidence par électrophorèse sur gels d'amidon. En outre des hybridations entre ces deux taxa sont signalées dans les zones hybrides très étroites autant par la morphologie des genitalia mâles et femelles que par l'étude enzymatique.

L'objectif de ce travail est d'analyser le lien taxonomique entre les deux espèces appartenant au groupe occidental de ce genre (VERHOEFF, 1910) *R. silvatica* et *R. montivaga* (Verh.), du point de vue morphologique, enzymatique et de la répartition. Il s'agit dès lors de comparer les populations des Rochers de Naye et de la Gemmi, seules localités où *R. montivaga* a été signalée, avec les populations de *R. silvatica.*

ASPECTS HISTORIQUES

VERHOEFF (1894) décrit avec figures à l'appui une nouvelle espèce *Atractosoma montivagum* en provenance de la Gemmi (un mâle) et des Rochers de Naye (quatre femelles, deux mâles et une larve VIII). Ni l'origine de l'individu dessiné, ni la localité type n'est précisée. Ces deux localités restent les seules stations connues pour cette espèce. Les syntypes (ETK Nr 366, trois individus des Rochers de Naye, un individu de la Gemmi) conservés à la Zoologische Staatssammlung de Munich sont en fragments et les génitalia absents.

COOK (1896) crée le genre *Rhymogona* avec comme espèce type *Rhymogona montivaga* (Verhoeff 1894).

VERHOEFF (1897) établit de son côté pour *A. montivagum* le nouveau genre *Macheiriophoron.*

ROTHENBÜHLER (1899) décrit une nouvelle variété *Atractosoma montivagum* var. *silvaticum* en provenance de Villeneuve qui se situe au pied des Rochers de Naye (deux mâles, deux femelles). En fin de description il ajoute cependant: «da jedoch Verhoeffs Exemplare in ihren Copulationsfüssen einen im allgemeinen weniger vollkommen differenzierten Habitus zeigen und auch etwas kleiner sind, so bleibt die Möglichkeit

offen, dass es junge, noch nicht vollkommen ausgebildete Männchen waren; in diesem Fall würden sie dann mit Varietät identisch sein».

(Ces individus n'ont pas été retrouvés.)

Faës (1902) recense 11 mâles et 8 femelles de l'espèce *Atractosoma montivagum* var. *silvaticum* aux environs de Roche et Villeneuve. Il émet des doutes quant à la création de la var. *silvaticum.* Il observe une variabilité individuelle quant aux critères: — nombre de «cornes» sur les cheirites (1-3) ou forme des télopodites des gonopodes postérieures (arrondie selon Verhoeff; élancé selon Rothenbühler). Un mâle et une femelle sont conservés au Musée d'Histoire naturelle de Lausanne.

Verhoeff (1910) érige dans la clé du genre *Macheiriophoron* la var. *silvaticum* au rang d'espèce. La séparation entre les deux espèces *M. montivagum* et *M. silvaticum* est basée sur: l'ouverture de l'échancrure de la lame en faucille; le nombre de cornes sur la partie apicale du cheirit; le développement de l'appendice basal; la forme des télopodites des gonopodes postérieures.

Brölemann (1935) reprend et les figures de Verhoeff et celles de Rothenbühler et distingue les deux espèces selon la forme de la corne rostrale, l'ouverture de l'échancrure de la lame en faucille et la présence ou non de l'épanouissement basal du colpocoxit.

Pedroli-Christen (1990) précise sur la base de 100 individus mâles analysés les variations observées dont notamment le nombre de cornes observées sur la partie apicale des cheirites (0-4), le développement des télopodites des gonopodes postérieures. Aussi les individus récoltés en 1985 aux Rochers de Naye (1 mâle, 1 femelle) sont déterminés (suivant la nomenclature de Hoffman) comme *Rhymogona silvatica* (Roth.) et ceux récoltés au-dessous de la Gemmi à 1920 m (1 mâle, 1 femelle) comme «*R. cervina*» (Verh.). Un doute quant à l'espèce *R. montivaga* (Verh.) est émis.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel

Le matériel a été récolté pour l'essentiel en septembre et octobre 1988 et 1989 par chasse à vue sous des pierres ou des bois se trouvant au sol dans les localités, Rochers de Naye et Gemmi, ainsi que dans de nouvelles stations susceptibles d'héberger l'une ou l'autre des espèces situées dans les Alpes entre ces localités (tableau 1).

Par ailleurs le matériel récolté précédemment dans les Alpes et dans le Jura (Pedroli-Christen, 1990 et Pedroli-Christen et Scholl 1990) a été utilisé comme matériel de référence et complété en 1988 et 1989 pour l'analyse enzymatique dans d'autres stations (tableau 1).

Notre matériel déposé au Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel a été comparé morphologiquement aux types (Staatssammlung München) et aux individus en provenance de la collection Faës (Lausanne).

2. Méthodes

Les individus récoltés ont été conservés congelés et leurs génitalia extraits avant l'analyse par electrophorèse pour étude morphologique selon Pedroli-Christen (1990).

TABLEAU 1.

Provenance du matériel pour analyse morphologique et électrophorétique
(* seulement analyse morphologique)
N = nombre d'individus, ALT = altitude, COORDX, COORDY = coordonnées
(selon carte topographique suisse)

Localités	N	Année	ALT	COORDX	COORDY
R. montivaga					
Rochers de Naye/VD	2	1985	2041	564000	14200
Rochers de Naye/VD	1	1989	2041	564000	142000
Gemmi/BE *	2	1985	1920	615600	143400
Gemmi/VS	5	1988	2250	613000	139000
Gemmi/VS	11	1989	2250	613000	139000
R. silvatica					
Tour de Famelon/VD	7	1989	1960	568600	136500
Sanetsch/VS	7	1989	1360	590800	127700
Leukerbad/VS	4	1989	1300	614100	135100
Morgins/VS	1	1989	1340	554700	120500
Vouvry/VS	1	1989	480	556900	131800
Lauenen/BE	10	1988	1240	591500	140000
Mauborget/VD	50	1986-1988	1220	537000	190600
Mauborget/VD	14	1989	1220	537000	190600
Saint-Georges/VD	40	1987	1250	508000	153000
Brévine/NE	9	1986	1210	540000	202200
Le Lessy/NE	1	1987	1360	548100	198900
R. cervina					
Pertuis/NE	11	1986-1988	1000	561600	215700
Prevoux/NE	43	1986-1988	1080	543800	209900
Prevoux/NE	9	1989	1080	543800	209900
Kandersteg/BE	10	1988	1200	617300	147300

Ainsi pour les femelles la longueur des valves extérieures (ve) et intérieures (vi) de chaque vulve a été mesurée et un rapport (ve/vi) calculé. Pour les mâles les gonopodes ont été analysés principalement en fonction des variations déjà signalées.

Les méthodes utilisées pour l'étude électrophorétique des enzymes sont les mêmes que celles décrites dans Pedroli-Christen et Scholl (1990). En plus des enzymes déjà analysées (arginine kinase, APK; glutamate-oxaloacétate-transaminase, GOT-1 et GOT-2; α-glycerophosphate déshydrogénase, α-GPD; isocitrate déshydrogénase, IDH; glutamate-pyruvate-transaminase, GPT; hexokinase HK, malate déshydrogénase, MDH-1 et MDH-2; enzyme malique, MOD; 6-phosphogluconate déshydrogénase, 6-PGD; phospho-glucose isomerase, PGI) nous avons testé le pyruvate kinase, PK (E.C.2.7.1.40; électrophorèse: système-tampon Tris-citrate, pH 7.0; coloration selon Brewer, 1970).

RÉSULTATS

1. Répartition géographique

L'aire de distribution de *R. montivaga* se confond avec celle de *R. silvatica* qui est actuellement bien connue (fig. 1). *R. silvatica* forme avec l'espèce parapatrique *R. cervina* des zones hybrides étroites (Pedroli-Christen, 1990). Les Rochers de Naye se situent au cœur de l'aire de répartition de *R. silvatica*, la Gemmi par contre à sa limite. *R. cervina* a été déterminé à Kandersteg, à 10 km à vol d'oiseau, et avec un certain doute entre Kandersteg et la Gemmi à 1920 m.

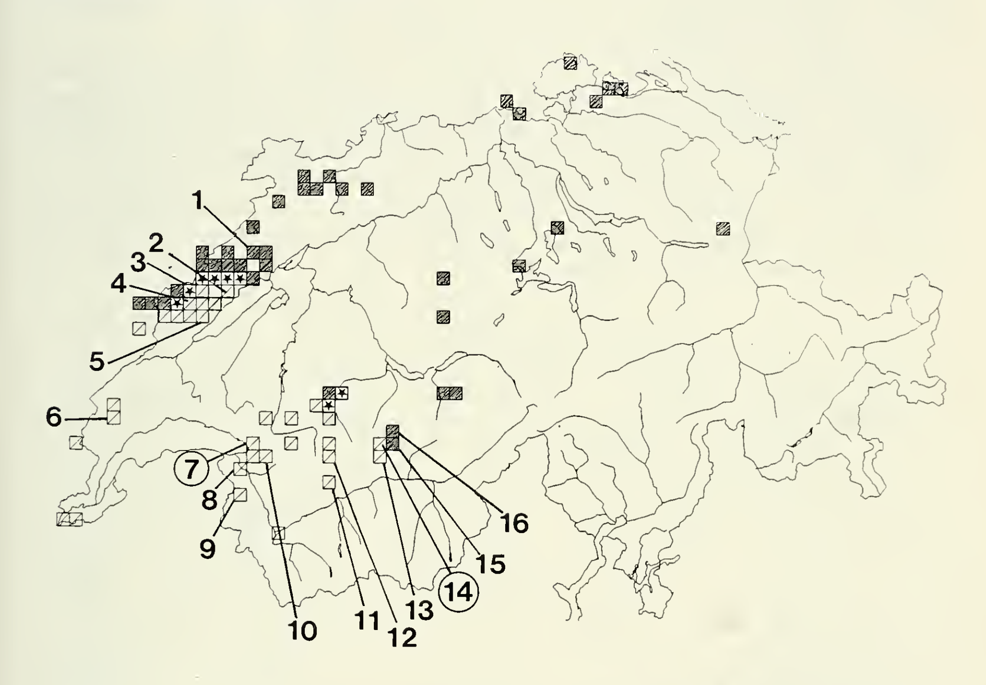


Fig. 1.

Distribution de *R. montivaga, R. silvatica* et *R. cervina* en Suisse (un carré correspond à 5 km²). ⑦ ⑭ *R. montivaga*, ◪ *R. silvatica*, ■ *R. cervina*, ⊡ zone de contact, 1: Pertuis, 2: Lessy, 3: Prévoux, 4: Brévine, 5: Mauborget, 6: St. Georges, 7: Rochers de Naye, 8: Vouvry, 9: Morgins, 10: Tour de Famelon, 11: Sanetsch, 12: Lauenen, 13: Leukerbad, 14: Gemmi/VS, 15: Gemmi/BE, 16: Kandersteg (voir également tableau 1).

2. Analyses morphologiques

1.1 Matériel des collections de Musée

Le matériel de Verhoeff conservé à la Staatssammlung de Munich a pu être analysé. Dans l'habitus général il correspond à notre matériel récolté. A tous les individus cependant les génitalia, seuls caractères distinctifs de l'espèce, manquent.

Le matériel de Rothenbühler n'étant pas disponible, nous avons toutefois comparé celui de Faës en provenance de la même région et de la même époque avec notre matériel. Aucune différence significative n'a pu être relevée.

1.2 Matériel récent

1.2.1 Femelles

L'étude morphologique des femelles s'est portée sur 39 individus appartenant au groupe *R. montivaga-silvatica* et 11 individus de l'espèce *R. cervina* tous également analysés par électrophorèse. Les rapports calculés entre les longueurs des valves (ve/vi) des vulves confirment les résultats obtenus précédemment: les rapports sont inférieurs à 1 pour *R. silvatica* et supérieurs à 1,2 pour *R. cervina* (fig. 2).

Trente individus présentent un rapport (ve/vi) entre 0,56 et 0,75 et se situent donc dans les valeurs décrites (PEDROLI-CHRISTEN, 1990 fig. 4) pour *R. silvatica* en provenance de stations loin de zones de contact. Les valeurs des femelles en provenance des Rochers de Naye concordent. En outre les vulves de ces individus (fig. 3) ne montrent pas de différences majeures avec celles de *R. silvatica* (fig. 2 dans Pedroli-Christen, 1990).

Pour 9 individus (7 de la Gemmi, 2 de Lauenen) les valeurs obtenues se situent entre 0,76 et 1. De tels valeurs ont été signalées dans des zones de contact entre *R. silvatica* et *R. cervina* (PEDROLI-CHRISTEN, 1990).

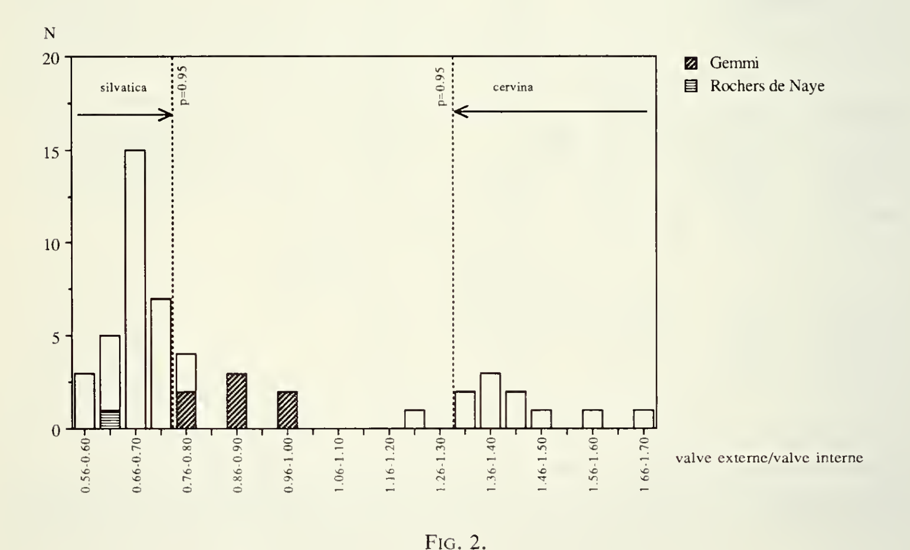


FIG. 2.

Rapport valve externe/valve interne des vulves, N = nombre d'individus, lignes pointillées = valeurs limites fixées pour *R. silvatica* et *R. cervina* (probabilité 95%).

1.2.2 Mâles

Dans ce travail 25 mâles ont été analysés quant à la structure des gonopodes. La variabilité déjà observée dans le précédent travail est confirmée ici. La structure des gonopodes des individus en provenance des Rochers de Naye, 1 mâle, et de la Gemmi, 9 mâles (fig. 4)

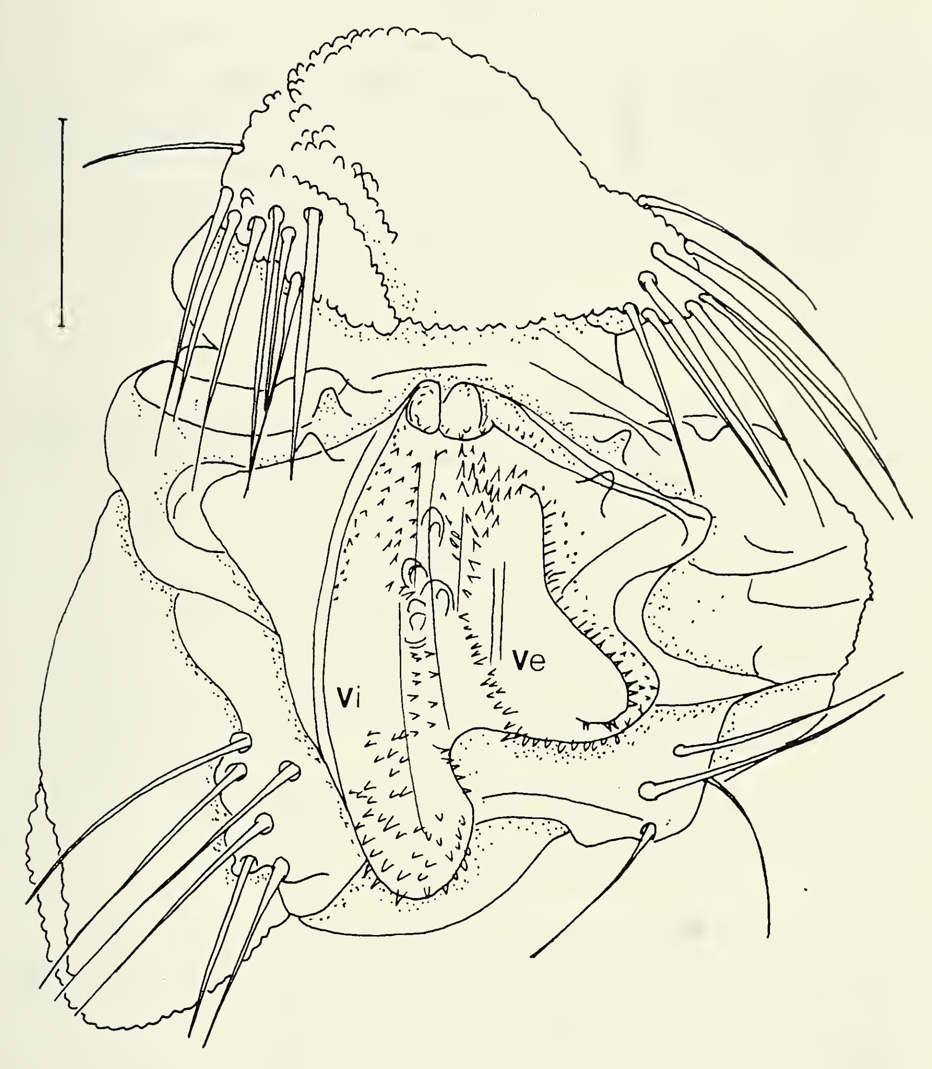


FIG. 3.

R. montivaga, Rochers de Naye, 1985: Vulve gauche, vue ventrale; ve: valve externe, vi: valve interne. Echelle: trait = 0,1 mm (dessiné par I. Kurnik).

entrent dans les variations observées pour *R. silvatica* (comparer avec fig. 5 PEDROLI-CHRISTEN, 1990). Un mâle de la Gemmi présente un crochet situé au-dessus du prolongement basal moyennement développé, tel que nous l'avions signalé pour certains individus en provenance des zones de contact entre *R. silvatica* et *R. cervina.*

La figure 6 dans Verhoeff 1894 présente un colpocoxit avec 2 saillies courtes, coniques. Pour tous les individus du groupe *montivaga-silvatica* récoltés, un lobe en palmette à bord festonné a par contre été observé au colpocoxit (fig. 4).

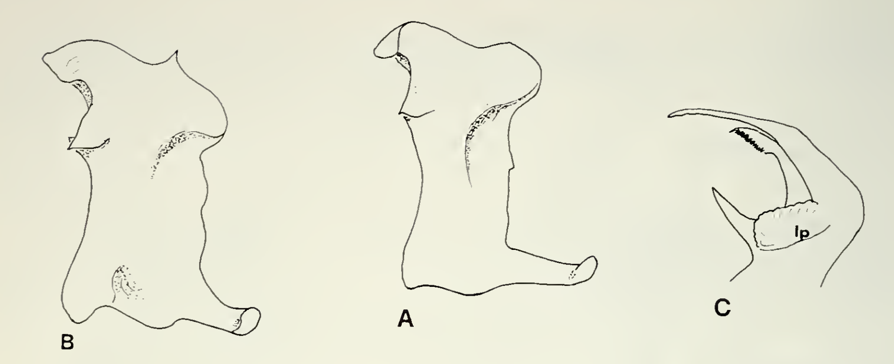


FIG. 4.

R. montivaga, Rochers de Naye 1985 (A, C); Gemmi/VS 1989 (B); A et B cheirit gauche, vue interne; C colpocoxit droit, vue interne; lp: lobe en palmette.

TABLEAU 2.

Fréquences allèliques aux locus polymorphiques GOT-1, 6-PGD et PK
N = nombre d'individus

	GOT-1			6-PGD				PK		
Localités	N	b	a	N	b	a	a'	N	b	a
R. montivaga										
Rochers de Naye	1	—	(1.0)	1	—	(1.0)	—	1	—	(1.0)
Gemmi	16	0.16	0.84	16	—	1.0	—	16	—	1.0
R. silvatica										
Tour de Famelon	7	—	1.0	7	—	1.0	—	7	—	1.0
Sanetsch	7	—	1.0	7	—	1.0	—	7	—	1.0
Leukerbad	4	—	(1.0)	4	—	(1.0)	—	4	—	(1.0)
Morgins	1	—	(1.0)	1	—	(1.0)	—	1	—	(1.0)
Vouvry	1	—	(1.0)	1	—	(1.0)	—	1	—	(1.0)
Lauenen	10	—	1.0	10	—	0.95	0.05	10	—	1.0
Mauborget	64	0.11	0.89	64	—	1.0	—	42	—	1.0
Saint-Georges	40	0.2	0.8	40	—	1.0	—	26	—	1.0
Brévine	9	0.06	0.94	9	—	1.0	—	0	—	—
Lessy	1	—	(1.0)	1	—	(1.0)	—	1	—	(1.0)
R. cervina										
Pertuis	11	1.0	—	11	0.98	0.02	—	0	—	—
Prevoux	52	0.99	0.01	52	0.97	0.03	—	31'	0.74	0.26
Kandersteg	10	1.0	—	10	1.0	—	—	10	0.75	0.25

2. Analyse enzymatique

Sur les 13 locus analysés, 10 présentent pour tous les individus un seul et même électromorphe. Un polymorphisme est observé aux locus GOT-1, 6-PGD et PK, où deux (exceptionnellement trois) allèles peuvent être distingués. Les fréquences alléliques pour chaque population figurent dans le tableau 2.

Une différenciation génétique est évidente entre les populations de *R. silvatica* et *R. cervina.* Par contre, les individus des Rochers de Naye et de la Gemmi présentent pour ces trois locus les mêmes fréquences alléliques que les populations de *R. silvatica.*

DISCUSSION

Autant la distribution géographique que la morphologie des génitalia et les résultats enzymatiques différencient *R. silvatica* de *R. cervina.* Pour *R. silvatica* et *R. montivaga* cependant les résultats présentés ne montrent pas de différences significatives. En effet la morphologie génitale ainsi que la structure enzymatique analysée correspondent largement. Les mâles de *R. silvatica* présentent une certaine variabilité dans la structure des gonopodes, Faës l'avait déjà signalé en 1902. Rothenbühler a créé sa nouvelle variété *silvaticum,* élevée par Verhoeff au rang d'espèce sans analyse supplémentaire de matériel, sur la base de deux mâles seulement.

Parmi les individus de la Gemmi quelques-uns présentent des particularités morphologiques que l'on peut ramener à un certain flux génétique avec *R. cervina.* En effet les génitalia de ces individus présentent des traits observés chez des individus en provenance de zones hybrides entre *R. silvatica* et *R. cervina.* Génétiquement (par électrophorèse) cependant cette population ne se distingue pas des autres populations du groupe *montivaga-silvatica.*

Ainsi ces deux espèces nominales doivent être considérées comme un seul et même taxon, une synonymie pouvant être établie entre *R. silvatica* et *R. montivaga.*

Résumé

Ce travail analyse le lien systématique entre les deux espèces appartenant au groupe occidental du genre *Rhymogona, R. montivaga* (Verhoeff, 1894) et *R. silvatica* (Rothenbühler, 1899). Depuis sa description *R. montivaga* n'a plus été retrouvée, tandis que *R. silvatica* a largement été signalée en Suisse occidentale et se distingue, comme il a été récemment montré, de l'espèce parapatrique *R. cervina* autant par la morphologie et la distribution géographique que par les résultats enzymatiques. Du matériel a été récolté aux lieux de description de *R. montivaga* et comparé avec les individus récoltés par Verhoeff et avec *R. silvatica.* Du point de vue morphologique aucune différence significative n'a été mise en évidence, les faibles variations observées se situant au niveau des variabilités déjà signalées de la structure des gonopodes de *R. silvatica.* Les analyses enzymatiques montrent des résultats identiques pour *R. montivaga* et *R. silvatica,* tant au niveau des allèles observés qu'au niveau des fréquences alléliques. Ainsi une synonymie peut être établie *R. silvatica* étant un synonyme junior de *R. montivaga.*

Remerciements

Nous tenons à remercier le professeur W. Matthey, Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, d'avoir bien voulu relire le manuscrit, Dr Ingrid Kurnik, Klagenfurt,

qui nous a mis à disposition une figure ainsi que le docteur H. Fechter, Zoologische Staatssammlung München, et le docteur M. Sartori, Musée d'Histoire naturelle de Lausanne, de nous avoir prêté le matériel nécessaire. Nos remerciements vont également à Mesdames V. Siegfried et L. Frauchiger à Berne, pour leur précieuse aide technique et à Jean-Carlo Pedroli qui a pris une part très active dans la recherche sur le terrain.

Ce travail fait partie de la thèse de doctorat de A. Pedroli-Christen à l'Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel.

BIBLIOGRAPHIE

Brewer, G. J., 1970. An Introduction to Isozyme Techniques. *Academic press, New York.*

Brölemann, H. W., 1935. Faune de France 29. Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I). *Kraus Reprint ed.*: 1-369.

Cook, O. F., 1896. A series of occasional papers on Diplopoda and other arthropoda. *Brandtia* I-XVIII: 1-75.

Faës, H., 1902. Myriapodes du Valais. *Revue suisse Zool.* 10: 31-164.

Pedroli-Christen, A., 1990. Field investigations on *Rhymogona cervina* Verhoeff and *Rhymogona silvatica* Rothenbühler (Diplopoda): Morphology, distribution and hybridisation. Proc. 7th int. Congr. Myriapodology 1987. *E. J. Brill, Leiden*: 27-43.

Pedroli-Christen, A. and A. Scholl. 1990. Ecological and genetic studies on parapatric *Rhymogona silvatica* (Roth.) and *R. cervina* (Verh.) (Diplopoda: Craspedosomatidae) with special reference to hybrid populations in a zone of contact. *Revue suisse Zool.* 97: 349-359.

Rothenbühler, H., 1899. Ein Beitrag zur Kenntnis der Diplopodenfauna der Schweiz I. *Revue suisse Zool.* 6: 199-271.

Verhoeff, K. W., 1894. Beiträge zur Diplopodenfauna der Schweiz. *Berl. entom. Zeitschrift.* 39: 281-296.

— 1897. Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriapoden. Übersicht der mir genauer bekannten europäischen Chordeumiden-Gattungen. *Arch. Naturgesch.,* 63: 129-138.

— 1910. Über Diplopoden. Deutsche Craspedosomiden. *Sitzungsberichte der Gesell. naturforsch. Freunde:* 19-6.